Feromoner i naturvårdens tjänst: inventering av sällsynta vedlevande skalbaggar med hjälp av dofter.

GLENN P. SVENSSON, MATTIAS C. LARSSON & JONAS HEDIN

Svensson, G.P., Larsson, M.C. & Hedin, J.: Feromoner i naturvårdens tjänst: inventering av sällsynta vedlevande skalbaggar med hjälp av dofter. **[Pheromones for conservation: Odour-based methods for surveying threatened saproxylic beetles.]** – Entomologisk Tidskrift 126 (3): 109-116. Uppsala, Sweden 2005. ISSN 0013-886x.

Whereas a lot of research on insect chemical communication has focused on the development of odour-based methods for population control of agricultural and forest pests, surprisingly little effort has been put into exploration of the chemical ecology of threatened insect species and the possible use of semiochemicals (or infochemicals) in conservation biology. Here we present a synopsis of data on the chemical ecology of the threatened hermit beetle *Osmoderma eremita* and discuss the potential to use its sex pheromone, and those of other threatened species, for monitoring purposes. The characteristic fruity hermit beetle odour is released by males to attract females. In addition, adults of the threatened click beetle *Elater ferrugineus*, whose larvae prey upon hermit beetle larvae, appear to use the *O. eremita* pheromone as a kairomone (prey detection signal) for locating *O. eremita* habitats. The sex pheromone of *O. eremita* could therefore be used for monitoring of both species. Both beetle species are regarded as indicator species for sites with long continuity of old, hollow deciduous trees; a habitat that has decreased severely in Europe during the last centuries. The *O. eremita* pheromone is produced in exceptionally large amounts and can be detected by odour collection from tree cavities. Detection of pheromone in tree cavities could be used as an alternative method to monitor the presence of hermit beetles in hollow trees.

Glenn P. Svensson, Department of Ecology, Lund University, SE-22362 Lund, Sweden. E-mail: glenn.svensson@ekol.lu.se
Mattias C. Larsson, Department of Crop Science, Swedish University of Agricultural Sciences, P.O Box 44, SE-23053 Alnarp, Sweden. E-mail: mattias.larsson@vv.slu.se
Jonas Hedin, Nature and Culture Environment Division, County Administrative Board of Kronoberg, SE-35186 Växjö, Sweden. E-mail: jonas.hedin@g.lst.se

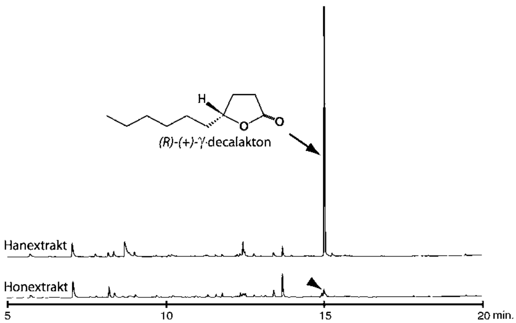
Kemiska signaler används av de flesta djurarter för att kommunicera mellan individer och för att inhämta information om miljön de lever i. Doftsignaler som används för kommunikation inom en art kallas feromoner och när dessa används för att locka en partner till parning kallas de sexualferomoner. Redan då det första sexualferomonet identifierades hos silkesfjärilen (Butenandt m.fl. 1959) insåg forskarsamhället den stora potentialen med att utnyttja dessa ämnen för utveckling av miljövänliga bekämpningsmetoder mot skadegörande insekter inom jord- och skogsbruket. Rachel Carson beskriver exempelvis i sitt klassiska verk ”Tyst vår” (Carson 1962) hur fjärilshanar skulle kunna vilseledas med hjälp av syntetiska dofter utspridda i naturen. Idag används feromoner i stor skala både för övervakning av populationer och för direkt bekämpning av skadegörare (Foster & Harris 1997). Feromoner av olika slag har identifierats hos fler än 1000 fjärilsarter samt hundratals arter från andra insektsfamiljer, framförallt skalbaggar och steklar, av vilka skadegörare utgör en överväldigande majoritet. På webbsajterna Pheronet (http://www-pherolist.slu.se/



Figur 1. Läderbagge och mulmknäppare på ek respektive i mulm. Bjärka-Säby, 2002. Foto: Mattias Larsson.
***Osmoderma eremita** and **Elater ferrugineus** on oak and in wood mould, respectively.*

pherolist. php) och Pherobase (http://www.pherobase. com) finns i princip fullständig information om vilka ämnen olika insektsarter använder som feromoner. Medan forskning kring kemisk kommunikation hos viktiga skadegörare stadigt ökat, har förvånansvärt lite intresse riktats mot sällsynta insekter och feromoners eventuella tillämpningar inom naturvården. Detta trots ett generellt ökat intresse i samhället för biologisk mångfald och bevarandet av hotade arter.

Här beskriver vi pågående forskning kring doftkommunikationen hos den rödlistade läderbaggen, *Osmoderma eremita* Scopoli (Coleoptera: Scarabaeidae). Vi har identifierat sexualferomonet och börjat studera möjligheten att använda substansen för att inventera arten. Vi diskuterar också de generella möjligheter som finns att använda insektsferomoner för att inventera sällsynta arter.



Figur 2. Gaskromatogram från doftextrakt av hanar och honor av läderbaggen. Hanens sexualferomon, (R)-*(+)-γ-decalakton, är indikerad med en pil. Toppar med liknande placering i det honliga extraktet (pilspets) utgörs inte av samma substans. Från Larsson m.fl. (2003).*

Gas chromatograms of volatile collections from male and female hermit beetles. The male sex pheromone, (R)-*(+)-γ-decalactone, is indicated by an arrow. Peaks with similar retention times in the female extract (arrowhead) are not from the same compound.*

Läderbaggen

Läderbaggen (Fig. 1) lever uteslutande i ihåliga träd, främst gamla ekar. Denna miljö har minskat drastiskt i Sverige och övriga Europa under de senaste århundradena, vilket medfört att dess insektsfauna idag är hotad (Hannah m.fl. 1995, Nilsson 1997). Läderbaggen betraktas som en indikatorart för områden med lång kontinuitet av gamla hålträd och åtnjuter speciellt skydd inom den Europeiska Unionen (Anonym 1992, Antonsson m.fl. 2003). Artens populations- och spridningsbiologi har studerats i snart ett decennium i Bjärka-Säby området söder om Linköping, som hyser de största kända populationerna



Figur 3. Ett replikat av Lindgrenfällor, bestående av en feromonbetad fälla och en tom kontrollfälla. Brokinds skolhage, 2002. Foto: Mattias Larsson.

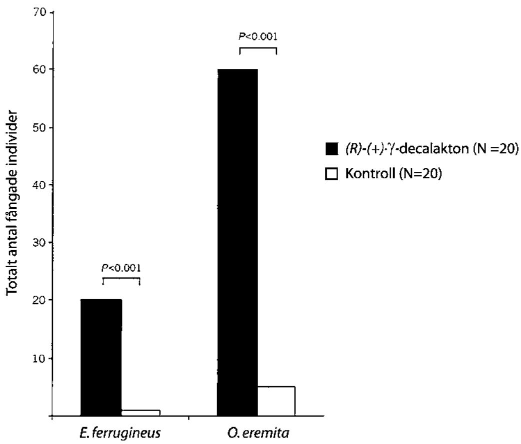
A replicate of Lindgren traps in an oak, consisting of a pheromone baited trap and an empty control trap.

av läderbaggar i Sverige (Ranius 2001, Ranius & Nilsson 1997, Ranius & Hedin 2001). Under de senaste åren har vi studerat artens feromonkommunikation i detalj. Läderbaggen är känd för sin karaktäristiska doft, som för gamla tiders entomologer påminde om så kallat rysskläder. För en nutida betraktare kan doften snarast beskrivas som fruktig, något persikoartad. Doften är ibland så stark att den kan förnimmas på ett tiotal meters håll.

Doftstudierna

Vuxna läderbaggar fångades i Bjärka-Säby med hjälp av fallfällor placerade i mulmen i ekarnas håligheter. Vissa individer transporterades till Ekologihuset i Lund för analys, medan en del individer analyserades på plats i Bjärka-Säby med hjälp av portabel doftuppsamlingsutrustning. För att studera vilka dofter baggarna avger använde vi oss av en standardmetod för doftsamling. Hanar och honor placerades i separata doftuppsamlingskammare med luft strömmande i ett slutet system genom kammaren och vidare genom ett aktivt kolfilter, vilket gör att dofter avgivna från djuren samlas upp av filtret. Efter några timmars doftsamlande tvättades filtren med lösningsmedel. Extrakten analyserades senare med hjälp av gaskromatografi och masspektrometri.

Analys av extrakten visade att den karaktäristiska doften, identifierad som *(R)*-(+)-γ-decalakton, produceras av hanar i stora kvantiteter (Fig. 2) (Larsson m.fl. 2003). Vi kunde bekräfta att det var just det ämnet som hade den rätta doften genom att lukta på de enskilda komponenterna i varje extrakt då de separerades i en gaskromatograf. Läderbaggens doftsinnesresponser till *(R)*-(+)-γ-decalakton testades fysiologiskt med hjälp av elektroantennogram, där spänningen över en avklippt antenn mäts medan antennen stimuleras med doft. Antenner från båda könen reagerade starkt på doften, vilket indikerade att hanar såväl som honor använder sig av doften för kommunikation. Vår utgångshypotes var att läderbaggen utnyttjar doften av artfränder som en signal för att hitta lämpliga hålträd, och att doften således främst fungerar som en attrahent för individer under förflyttning mellan hålträd. För att studera attraktionen av läderbaggar till *(R)*-(+)-γ-decalakton hängde vi därför ut trattfällor, modell Lindgrenfällor (Fig. 3) med eller utan substansen i närheten av gamla grova ekar i områden kring Bjärka-Säby och Brokind. Fällfångsten bekräftade att doften fungerar som ett



Figur 4. Fångster av mulmknäppare och läderbagge i feromonbetade Lindgrenfällor under juli-augusti, 2002. Fångsterna av hanar och honor är sammanslagna, men av läderbaggen fångades nästan uteslutande honor. Från Svensson m.fl. (2004).

*Trap catches of **Elater ferrugineus** and **Osmoderma eremita** in pheromone baited traps during June and August, 2002. Results from males and females are pooled, but most hermit beetles trapped were fema-*

sexualferomon som avges av hanar för att attrahera honor (Fig. 4) (Larsson m.fl. 2003, Svensson m.fl. 2004). Hanar verkar inte attraheras till doften i någon större utsträckning, trots att deras antenner reagerar lika starkt som honors vid stimulering. Alla fällor som använts fångar djuren levande och alla individer, utom de som fördes till Lund, släpptes igen på platsen för infångandet. Alla läderbaggar som fångats har också individmärkts (Ranius 2001), men denna information har inte använts i någon av de studier som redovisas här.

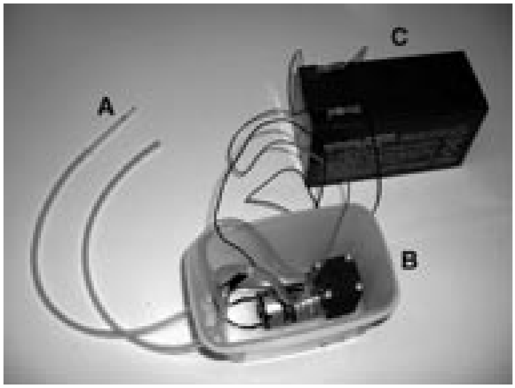
Mulmknäpparen utnyttjar läderbaggens feromonsystem

Under den första säsongen av projektet observerade vi i Lindgrenfällorna även enstaka exemplar av mulmknäpparen *Elater ferrugineus* L. (Coleoptera: Elateriidae) (Fig. 1). Denna vedlevande skalbagge är mycket ovanlig i Sverige med endast 147 fynd rapporterade t.o.m. 1993 (Nilsson & Baranowski 1994). Mulmknäpparens larver äter larver av andra vedlevande skalbaggar, bl.a. läderbaggen (Hansen 1966, Martin 1989). Våra observationer indikerade sålunda att denna predator utnyttjar läderbaggens doft som ett kairomon (en bytes- eller värdsignal) för att hitta lämpliga träd att lägga ägg i. Liknande exploateringar av ett bytes doftkommunikationssystem förekommer hos flera insektsgrupper som exempelvis parasitsteklar och rovlevande skalbaggar (Stowe m.fl. 1995). Under fältsäsongen 2002 utökade vi antalet replikat av Lindgrenfällor i området och observerade signifikant attraktion av mulmknäpparen till fällor betade med *(R)*-(+)-γ-decalakton jämfört med kontrollfällor (Fig. 4) (Svensson m.fl. 2004). Vi fann inte mindre än 20 individer av arten i doftfällor, vilket måste anses vara ett enastående resultat med tanke på de få observationer som hade gjorts dittills. Kanske har våra fältassistenter observerat fler vuxna mulmknäppare under en enda säsong än någon entomolog i Sverige har funnit under en hel livstid. Inte bara honor utan även hanar attraherades till doften. Vår tolkning av resultaten är att mulmknäppare av båda könen använder läderbaggssignalen för att hitta lämpliga habitat både för äggläggning och parning. Artens parningsbeteende är dock inte studerat.

Feromonbetade Lindgrenfällors effektivitet för inventering

För att kunna få en uppfattning om effektiviteten hos olika fångstsystem placerade vi förutom Lindgrenfällorna även ut fallfällor i trädhåligheter i samma områden (Svensson m.fl. 2004). Fallfällorna var av samma typ som tidigare använts för att inventera läderbaggens populationsstorlek, och placerades ut i samma träd som undersökts vid tidigare inventeringar (Ranius 2001, Ranius & Jansson 2002). Eftersom alla djur släpptes fria efter infångandet inkluderar antalet fångster även återfångster, vilka vanligen står för en betydande andel av fällfångsterna i trädhåligheter (Ranius 2001), men inte i Lindgrenfällor. Det genomsnittliga antalet fångster av läderbagge per fälla var 3,0 för feromonbetade Lindgrenfällor (totalt 60 fångster med 20 fällor) och 6,0 för fallfällor i håligheter (totalt 277 fångster med 46 fällor). Det var ingen statistiskt signifikant skillnad mellan dessa resultat, men det tyder ändå på att fallfällor i träd är mer effektiva än Lindgrenfällor för att fånga läderbaggar.

Lindgrenfällor hänger utanför träden och kan därför bara nå den andel av läderbaggspopulationen som lämnar sina boträd (ca 15% enligt Ranius & Hedin 2001), och de fångar nästan uteslutande honor. Å andra sidan verkar de fånga en ganska stor andel av dessa. En grov uppskatting av antalet migrerande läderbaggshonor i Bjärka-Säby, baserad på Ranius (2001) och Ranius & Hedin (2001), visar att andelen migrerande honor fångade i feromonbetade Lindgrenfällor i området kan vara så hög som 25%, med endast ca 3,5 fällreplikat/km^2. Lindgrenfällorna visade sig dessutom vara mycket mer effektiva än fallfällor för att fånga mulmknäpparen, av vilken endast 10 individer fångades i fallfällor jämfört med 20 i feromobetade Lindgrenfällor, trots att antalet fallfällor var mer än dubbelt så stort. Det är ovisst om denna skillnad gentemot läderbaggen enbart beror på skillnader i doftattraktion. Det skulle också kunna bero på att en större andel av mulmknäpparna lämnar sina födelseträd, eller på att fallfällorna inte är särskilt lämpade för att fånga mulmknäppare. Möjligen är mulmknäpparen betydligt vanligare än data från fallfällor ger intryck av (jfr Ranius & Jansson 2002).



Figur 5. Luftpump och filter för samling av doft i trädhåligheter. Kolfiltret (A) är kopplat till en luftpump (B) via en plastslang. Pumpen drivs av en 12 V blyackumulator (C). Hela utrustningen eller endast slangarna med filter kan placeras inuti ett trädhål. Från Svensson m.fl. (2003). Foto: Glenn Svensson.

Air pump and filter for collection of volatiles in tree hollows. The charcoal filter (A) is connected to an air pump (B) through plastic tubing. The pump runs on a 12 V lead battery (C). The whole setup or only the tubing with filter can be inserted into a tree hollow.

Detektion av läderbaggens feromon i hålträd

Ett grundläggande problem med studierna kring läderbaggens populationsbiologi i Bjärka-Säby-området har varit att majoriteten av de ekar som potentiellt hyst arten antingen haft för små eller för djupa håligheter för att kunna inventeras med traditionella metoder, exempelvis fallfällor eller analys av kroppsfragment (Ranius & Hedin 2001). Uppskattningen av populationernas storlekar kan därmed ha blivit missvisande. Eftersom läderbaggshanar avger feromonet i mycket höga doser, skulle substansen kunna detekteras med traditionell kemisk analys av doftprover från trädhåligheter och på så sätt fungera som ytterligare ett komplement till existerande inventeringsmetoder. Vi testade detta i träd med och utan läderbaggar (Svensson m.fl. 2003). Ett kolfilter kopplat till en batteridriven portabel luftpump via en plastslang (Fig. 5) placerades i en hålighet och doft samlades under 5-11 timmar. Eftersom endast själva slangen med filtret behöver placeras i håligheten kan metoden i princip användas i vilka håligheter som helst, förutsatt att de är tillräckligt slutna för att hålla kvar doftämnen. Substanser som fastnat i filtret tvättades ut med lösningsmedel och proverna analyserades med hjälp av gaskromatografi och masspektrometri.

För att kunna testa hur tillförlitlig metoden är placerade vi även fallfällor i träden för att kunna jämföra detektion av feromonet med förekomsten av arten under säsongen. I 63% av träden där det fångats läderbaggar under säsongen, eller 80% av träden där det fångats läderbaggshanar inom två dagar före eller efter tiden för doftsamling, detekterades även feromonet. Vi fann aldrig γ-decalakton i träd utan läderbaggar, så det verkar inte finnas några alternativa källor som producerar ämnet. Således verkar doftsamling vara en tillförlitlig metod för att konstatera förekomst av läderbaggar i träd där andra metoder inte går att använda. Eftersom doften från en hane endast existerar under en kort tid, bör doftsamlingar utföras flera gånger per träd under en säsong för att få tillförlitliga data.

Diskussion

Vår forskning har visat på möjligheten att använda feromoner i naturvårdens tjänst, åtminstone för läderbaggen och mulmknäpparen. För dessa och andra hotade arter är det viktigt att deras närvaro på en lokal skall kunna konstateras så tillförlitligt som möjligt för att kunna avgöra eventuella bevarandeåtgärder. Notera exempelvis att endast 26% (63 av 243) av de ekar som potentiellt är besatta av läderbaggen i Bjärka-Säby-området har kunnat inventeras med traditionella metoder (Hedin & Mellbrand 2003). De doftbaserade metoder som presenterats i denna artikel ska således inte ses som alternativ utan som komplement till redan etablerade metoder, såsom fallfällor och analys av kroppsfragment. Ingen metod är fulländad, utan en ”paketlösning” där resultat från flera metoder integreras är förmodligen nödvändig för att få tillförlitliga förekomstdata.

Planerade framtida projekt rörande läderbaggens doftkommunikation inkluderar optimering av feromonet för att göra fällfångsten mer effektiv. Det är nämligen så att läderbaggar förutom *(R)*-(+)-γ-decalakton producerar flera andra γ-laktoner med hittills okänd biologisk funktion (Larsson m.fl. 2003). Dessutom avges en mängd olika dofter från mulmen i trädens håligheter och dessa används troligen också av läderbaggar vid kolonisation av gamla ekar. Genom att addera ytterligare sådana komponenter till *(R)*-(+)-γ-decalakton kan man eventuellt öka attraktionen av läderbaggshonor (och mulmknäpparen) till fällor. För att avgöra pålitligheten hos doftbaserad fällfångst bör fångster också upprepas under ett flertal säsonger med liknande metoder. Fältförsök utförda under säsongen 2004 tyder på att man inte alltid kan räkna med de höga fångster som vi uppnådde under 2002, även om betydande skillnader i metodik gör det svårt att direkt jämföra resultaten från dessa två säsonger (Kjell Antonsson, personlig kommunikation).

Fallfällor inuti trädhåligheter har tidigare använts för att göra populationsuppskattningar i enskilda träd. Att beta dessa traditionella fallfällor med feromon skulle kunna öka andelen fångade individer och därigenom ge säkrare uppskattningar av förekomst och populationsstorlek. Även om vi är övertygade om att läderbaggen i flykten utnyttjar den typiska doften som en signal för att finna hålträd är det dock inte klart om doften dessutom har betydelse för läderbaggens orientering inom ett hålträd. Detta vore väl värt att studera. Man bör dock notera att feromonbetning av fallfällor i träd är oförenligt med doftuppsamlingar av feromon och skulle kunna ”kontaminera” enskilda träd med syntetiskt feromon under en tid.

Nyligen påbörjade en brittisk forskargrupp studier kring ekoxens *Lucanus cervus* doftkommunikation för att finna substanser som kan användas för inventering av arten (Chapman m.fl. 2002). Säkerligen finns det åtskilliga andra vedlevande skalbaggar och andra sällsynta insekter vars feromoner, eller för all del även andra attrahenter som exempelvis värdväxtdofter, skulle kunna utnyttjas för inventering och förhoppningsvis bidra till bättre kunskapsunderlag för bevarandeåtgärder. Även om det inte främst skett i bevarandesyfte, har fjärilssamlare sedan länge utnyttjat doften från infångade honor eller rentav syntetiska feromoner för insamling. Glasvingar (familjen Sesiidae) är ett exempel på en insektsgrupp som annars är svårfunnen (Lindroth 1974, Ryrholm 1994, http://members.EUnet.at/f.puehringer/sesiidae.htm). Ett generellt problem med sällsynta arter är att ju ovanligare de är, desto svårare blir det att identifiera deras feromon. Tekniken för att identifiera feromoner har dock gjort betydliga framsteg sedan 1959, då det lär ha krävts feromonkörtlar från hundratusentals silkesfjärilshonor för att få fram tillräckliga mängder feromon för en identifiering (Butenandt m.fl. 1959). Med lite flyt kan det idag räcka med några få individer för en framgångsrik identifiering av en substans. Vår första identifiering av läderbaggens doft är till exempel baserad på fem individer av varje kön.

För att bedöma värdet av feromoninventeringar måste man avväga deras nytta mot de extra kostnader de medför jämfört med traditionella metoder. Vid inventeringar med feromonbetade fällor kommer kostnaden för substanser troligen ofta att vara den tyngsta posten. Den beror dock helt på vilka ämnen som används, och i vilka kvantiteter. Både pris och kvantitet kan variera tusenfalt. I fallet med läderbaggen fanns den rätta substansen kommersiellt tillgänglig relativt billigt, vilket dock tillhör ovanligheterna (Sigma-Aldrich, katalognummer W236012,

pris ca 350-400 EUR per 100g). Vi har inte haft möjlighet att studera närmare vilka mängder som egentligen är nödvändiga i fält, men har betat varje fälla med ca 400 mikroliter substans (avgivning ca 2 mg/dygn), vilket motsvarar en kostnad på ca 15 kronor per fälla och säsong. För de flesta insektarter skulle man använda endast en liten bråkdel av de mängder som vi har använt per fälla, men vi har försökt matcha läderbaggens exceptionellt höga feromonavgivning i våra försök. De fällor vi använde här, Lindgrenfällor (PheroTech Inc., British Columbia, Canada) är dyra, ca 35-40 USD per styck plus frakt och tull, men billigare alternativ kan säkert hittas.

Vid doftuppsamling i trädhåligheter uppgår anskaffningskostnaden för kemisk analysutrustning (gaskromatograf, masspektrometer) till hundratusentals kronor. Metoden är därför beroende av att man har tillgång till befintlig utrustning, kanske genom vetenskapligt samarbete med någon universitetsinstitution, eller att man kan skicka proverna på analys, vilket lär kosta ca 250-500 kronor per prov. Kostnaden för en fältpump med tillhörande filter och batteri av den typ vi har använt uppgår till ca 2000-3000 kronor, men kan möjligen pressas till betydligt lägre nivåer.

Vilka insekter skulle då kunna vara lämpliga kandidater för inventering med hjälp av feromoner? Det är svårt att svara på, då många arters biologi inte är särskilt välstuderad, men de bör generellt uppfylla vissa kriterier. För att metoden skall vara praktiskt användbar bör det helst vara tillräckligt att sätta ut ett begränsat antal feromonbetade fällor på en lokal för att med stor sannolikhet kunna avgöra huruvida den hyser arten i fråga. Det innebär att arten bör ha en hyfsad spridningsförmåga och rutinmässigt utnyttja feromonet för partner- eller habitatsök över vissa avstånd, åtminstone några tiotal meter. Läderbaggen utgör med andra ord inte någon idealisk art för feromoninventering. Vi tar gärna emot förslag på hotade insektsarter, vilka skulle kunna tjäna som modeller för att studera den generella nyttan med feromoninventering.

Tack

Forskningen kring läderbaggens doftkommunikation har möjliggjorts genom generösa bidrag från Eklandskapsfonden, Kungliga Vetenskapsakademien, Lunds Djurskyddsfond och Magnus Bergvalls fond. Annelie Andersson, Karin Loqvist och Kajsa Mellbrand har hjälpt till med fältarbetet. Kjell Antonsson, Mats Jonsell och Mattias Jonsson har hjälpt till att förbättra manuskriptet. Vi vill också tacka markägarna Oscar Ekman (Bjärka-Säby) och Henrik Falkenberg (Brokind), på vars ägor forskningsarbetet huvudsakligen har bedrivits.

Referenser

Anonym, 1992. Directive 92/43 of the Council of the European Community on the conservation of habitats and wild fauna and flora. – European Community, Brussels.

Antonsson, K., Hedin, J., Jansson, N., Nilsson, S.G., Ranius, T. 2003. Läderbaggens *(Osmoderma eremita)* förekomst i Sverige. – Ent. Tidskr. 124: 225-240.

Butenandt, A., Beckmann, R., Stamm, D. & Hecker, E. 1959. Über den Sexual-Lockstoff des Seidenspinners *Bombyx mori*. Reindarstellung und Konstitution. – Z. Naturforsch. 14b: 283-284.

Carson, R. 1962. Silent spring. – Houghton Mifflin, Boston.

Chapman, J.W., Birkett, M.A., Pickett, J.A. & Woodcock, C.M. 2002. Chemical ecology and conservation of the stag beetle *Lucanus cervus*. Comp. – Biochem. Physiol. A. 132: S63.

Foster, S.P. & Harris, M.O. 1997. Behavioral manipulation methods for insect pest-management. – Ann. Rev. Entomol. 42: 123-146.

Hannah, L., Carr, J.L. & Lankerani, A. 1995. Human disturbance and natural habitat: a biome level analysis of a global data set. – Biodiv. Conserv. 4: 128–155.

Hansen, V. 1966. Danmarks Fauna, Biller XXIII, Smældere og Pragtbiller. – C. E. Gads Forlag, København, pp. 36-37.

Hedin, J. & Mellbrand, K. 2003. Population size of the threatened beetle *Osmoderma eremita* in relation to habitat quality. – *In:* Hedin, J. Metapopulation ecology of *Osmoderma eremita* – dispersal, habitat quality and habitat history. Dissertation, Lund University, Lund.

Larsson, M.C., Hedin, J., Svensson, G.P., Tolasch, T. & Francke, W. 2003. Characteristic odor of *Osmoderma eremita* identified as a male-produced pheromone. – J. Chem. Ecol. 29: 575-587.

Lindroth, C.H. 1974. Handledning för insektsamlare. – Entomologiska Föreningen i Stockholm.

Martin, O. 1989. Smældere (Coleoptera, Elateridae) fra gammel løvskov i Danmark. – Ent. Medd. 57: 1-107.

Nilsson, S.G. 1997. Forests in the temperate-boreal transition: natural and man-made features. – Ecol. Bull. 46: 61–71.

Nilsson, S.G. & Baranowski, R. 1994. Indikatorer på jätteträdskontinuitet – svenska förekomster av knäppare som är beroende av grova, levande träd. – Ent. Tidskr. 115: 81-97.

Ranius, T. 2001. Constancy and asynchrony of *Osmoderma eremita* populations in tree hollows. – Oecologia 126: 208-215.

Ranius, T. & Hedin, J. 2001. The dispersal rate of a beetle, *Osmoderma eremita*, living in tree hollows. – Oecologia 126: 363-370.

Ranius, T. & Jansson, N. 2002. A comparison of three methods to survey saproxylic beetles in hollow oaks. – Biodiv. Conserv. 11: 1759-1771.

Ranius, T. & Nilsson, S.G. 1997. Habitat of *Osmoderma eremita* Scop. (Coleoptera: Scarabaeidae), a beetle living in hollow trees. – J. Insect Conserv. 1: 193-204.

Ryrholm, N. 1994. Glasvingar (Lepidoptera, Sesiidae) fjärilsvärldens doldisar. – Baptria 19: 141-145.

Stowe, M.K., Turlings, T.C.J., Loughrin, J.H., Lewis, W.J. & Tumlinson, J.H. 1995. The chemistry of eavesdropping, alarm and deceit. – Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 92: 23-28.

Svensson, G.P., Larsson, M.C. & Hedin, J. 2003. Air sampling of its pheromone to monitor the occurrence of *Osmoderma eremita*, a threatened beetle inhabiting hollow trees. – J. Insect Conserv. 7: 189-198.

Svensson, G.P., Larsson, M.C. & Hedin, J. 2004. Attraction of the larval predator *Elater ferrugineus* to the sex pheromone of its prey, *Osmoderma eremita*, and its implication for conservation biology. – J. Chem. Ecol. 30: 353-363.